Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section A, nº 2 : 467-494.

Nématodes Trichostrongyloïdes parasites de Sciuridés d'Afrique Centrale

par Boubakar Kouyaté *

Résumé. — Description de dix nouvelles espèces du genre *Paraheligmonina* (Ortlepp, 1939) (Brevistriatinae) parasites de deux *Epixerus* originaires du Gabon : *P. chabaudi* n. sp., *P. desseti* n. sp., *P. hugoti* n. sp., *P. moreli* n. sp., *P. fontainae* n. sp., *P. gabonensis* n. sp., *P. epixeri* n. sp. parasites d'*Epixerus ebii* ; *P. humpheryi* n. sp., *P. lentaignae* n. sp., *P. longicaudata* n. sp., parasites d'*Epixerus* sp. (*P. fontainae* est également parasite de cet hôte). Analyse de la faune des deux *Epixerus* comparée à celle faite par Durette-Desset (1971) chez plusieurs *Funisciurus lemniscatus* originaires de République Centrafricaine et du Congo-Brazzaville. Cela permet de confirmer l'hypothèse selon laquelle ces faunes complexes se constituent non par emprunt de parasites à des hôtes voisins, mais par toute une série de spéciations à l'intérieur de l'hôte à partir d'une ou deux espèces d'origine. En utilisant différents caractères morphologiques (synlophe, caractères bursaux, etc.) et biologiques (position de l'espèce dans l'intestin), les espèces ont été classées selon leur niveau évolutif. On constate que chaque Écureuil est parasité par deux lignées distinctes : l'une morphologiquement atypique (mélange de caractères primitifs et évolués), qui constitue la ou les espèces numériquement dominantes et dont la localisation dans l'intestin est postérieure ou moyenne, et l'autre formée par spéciations successives à partir d'une espèce primitive qui est toujours antérieure. L'évolution générale est remarquablement constante chez tous les Écureuils, mais le niveau évolutif des espèces chez chacun des trois hôtes est nettement différent : *F. lemniscatus* possède les espèces les plus primitives, *E. ebii* les plus évoluées, et *Epixerus* sp. les espèces moyennement évoluées.

Abstract. — *Trichostrongyle nematode parasites of Sciuridae from Central Africa.* — Description of ten new species of the genus *Paraheligmonina* (Ortlepp, 1939) (Brevistriatinae) parasitic in two *Epixerus* from Gabon : *P. chabaudi* n. sp., close to *P. albareti* (Durette-Desset, 1970), is differentiated by the greater number of cuticular crests, by the relatively narrow rays 4, and by a relatively shorter distance separating the bases of the rays 6 and 8. *P. desseti* n. sp., close to *P. mabokensis* (Durette-Desset, 1970) and *P. streptocerca* (Baylis, 1928) is differentiated from the first by the smaller number of cuticular crests and by a very long vestibule in the female, and from the second by the absence of " comarêtes " on the ventral side. *P. hugoti* n. sp. is characterized by the regular spacing between the rays 3-4-5. *P. moreli* n. sp. has a gradient in the size of the crests on the dorsal side of the body similar to *P. paratrifurcata* (Durette-Desset, 1970) and *P. quartanuda* (Durette-Desset, 1970). It is distinguished from the first of these species by the bursal rays 4 and 5 which are close together, by the rays 8 which originate on the ray 9 rather than from its base. It is distinguished from the second species by the presence of cuticular crests on the ventral right side. *P. fontainae* n. sp. also has a gradient in size of the crests on the dorsal side, but it is distinguished from 1) *P. paratrifurcata* by the short distance between the extremities of the rays 3 and 4, by the rays 4 shorter than the 3 and by the origin of the rays 8 from the base of the dorsal ray ; 2) *P. moreli* by a smaller number of ventral cuticular crests ; 3) *P. quartanuda* by the presence of cuticular crests on the ventral right surface. *P. gabonensis* n. sp., very close to *Paraheligmonina magna* (Baylis, 1928), is distinguished by the smaller number of cuticular crests, less separated extremities of the rays 6 and 8, and cuticular crests which do not extend onto the posterior part of the body in the female. *P. epixeri* n. sp. is intermediate between the genus *Heligmonella* (Heligmonellidae)

* *Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier. F 75231 Paris Cedex 05.*

and the genus *Paraheligmonina* (Brevistriatinae). It has few cuticular crests and an axis of orientation very oblique like *Heligmonella*, but since the other characters are those of *Paraheligmonina* (" carene " well developed, arrangement of bursal rays) we propose to place it in this genus. *P. humpheryi* n. sp. is close to *P. fontainae* but it is distinguished by shorter spicules for an equivalent body length, by the rays 8 which are perpendicular to the dorsal ray, and by the rays 4 which are as long as the 2. *P. lentaignae* n. sp. is distinguished from *P. hugoti*, the species it most closely resembles, by the rays 2 and 6 which are very separated from the lateral trident, by unsymmetrical rays 8 and by a smaller number of cuticular crests. *P. longicaudata* n. sp., close to *P. opi*, is distinguished by the rays 3 longer than the 2, a more deeply divided dorsal ray, and by a smaller number of cuticular crests.

P. chabaudi, *P. desseti*, *P. hugoti*, *P. moreli*, *P. gabonensis*, *P. epixeri* and *P. fontainae* are coparasites in *Epixerus ebii* from Makokou (Gabon). *P. fontainae*, *P. humpheryi*, *P. lentaignae* and *P. longicaudata* are coparasites in *Epixerus* sp. from M'Besse (Gabon).

Analysis of the parasite fauna in the two *Epixerus* compared to that done by Durette-Desset (1971) for several *Funisciurus lemniscatus* from the Central African Republic and the Congo (Brazzaville). This supports the hypothesis according to which such complex faunas are assembled not by acquisition from related hosts, but by a series of speciations derived from one or two original parasite species in a single host species. By using different morphological (synlophe, bursal characters, etc.) and biological characters (position of the species in the intestine), species were classified into an evolutionary hierarchy. It is observed that each squirrel is parasitized by two distinct lines : one morphologically atypical (mixture of primitive and evolved characters) which constitutes the numerically dominant species and thus the location in the intestine is posterior or median, and the other line formed by successive speciations from a primitive species which is always anterior in position.

Introduction

Beaucoup de travaux modernes de parasitologie montrent qu'un animal, en règle générale, n'est pas parasité par une espèce de tel ou tel genre, mais qu'au contraire, lorsqu'on découvre une espèce appartenant à un genre déterminé, il y a presque toujours deux, trois et jusqu'à dix espèces du même genre qui vivent en association.

Nous citerons en exemple les Salmonelles chez les Tortues terrestres (Vincent et coll., 1960), les Flagellés chez les Blattes (Cleveland et coll., 1934) ou chez les Termites (Grassé, 1926), les Ciliés chez les Équidés (Adam, 1951 ; Grain, 1966) ou chez les Bovidés (Noirot-Timothée, 1960). Pour les Nématodes nous ne citons ici que les quelques cas qui nous paraissent remarquables : les Oxyures de Tortues terrestres (Schad, 1963 ; Petter, 1966), les Strongyles des Marsupiaux australiens (Johnson et Mawson, 1940), les Strongles des Éléphants (Chabaud, 1956), les Strongles des Équidés (Loos, 1909), les Trichostrongylides des Marsupiaux américains (Durette-Desset, 1974 ; Diaw, 1976), des Xénarthres (Durette-Desset, Chabaud et Cassone, 1977), des Hystricomorphes (Durette-Desset, 1969, 1971) et des Sciuromorphes (Durette-Desset, 1970*a*, 1971).

Il a été suggéré, en particulier par Durette-Desset (1971) et par Chabaud et Durette-Desset (1978), que ces faunes complexes se constituent non pas par emprunt de parasites à des hôtes voisins, mais par toute une série de spéciations successives qui s'effectuent à l'intérieur de l'hôte à partir d'une espèce d'origine.

Pour tenter de vérifier ou d'infirmer cette hypothèse, il est donc important de comparer

non pas des faunes d'hôtes très différents comme cela a été fait jusqu'à maintenant, mais des hôtes zoologiquement proches et vivant dans une même région biogéographique.

L'objet de ce travail sera donc l'étude de la faune de Trichostrongylides de trois Sciuridés appartenant à deux tribus proches : les Funambulini et les Protoxerini vivant dans des biotopes comparables en Afrique Centrale. Les parasites de la première espèce, à savoir *Funisciurus lemniscatus*, ont été étudiés par Durette-Desset ; nous les comparons à ceux des deux autres espèces : *Epixerus ebii* et *E.* sp. Pour répondre à la question posée, l'analyse morphologique sera difficile car nous savons que, chez un hôte déterminé, la faune des espèces congénères coexistantes est constituée par une série d'espèces alliant les formes primitives aux formes très spécialisées. Nous ne pourrons donc pas nous appuyer sur les éléments morphologiques les plus sensibles à l'évolution (bourse caudale, synlophe, etc.), mais plutôt sur des éléments morphologiques accessoires, moins fortement évolutifs, qui montreront une différence discrète mais constante entre les trois faunes étudiées.

Ainsi donc, les autopsies d'un *Epixerus ebii* et d'un *Epixerus* sp. provenant respectivement de Makokou et de M'Bessc (Gabon) nous ont permis de découvrir sept nouvelles espèces de Trichostrongles chez le premier et trois chez le second. Ces espèces appartiennent toutes à la sous-famille des Brevistriatinae et au genre *Paraheligmonina* dont elles présentent les principaux caractères : synlophe avec axe d'orientation des arêtes presque frontal ; carène présente ; côte dorsale divisée dans sa moitié postérieure.

Après division de l'intestin en 16 segments de longueur équivalente, les Helminthes ont été récoltés, déterminés et comptés. Tous les parasites ont été déposés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

La première partie de ce travail est axée sur l'étude descriptive des dix nouvelles espèces. La deuxième partie expose les résultats : répartition et abondance relative des parasites étudiés en comparaison avec la faune de *Funisciurus lemniscatus*. La troisième partie a trait à l'analyse des caractères morphologiques des différentes espèces de parasites rencontrés d'une part chez les deux Écureuils que nous avons autopsiés et d'autre part chez *Funisciurus lemniscatus*. Enfin, dans la conclusion, nous classons les différents parasites étudiés en fonction de leurs niveaux évolutifs.

I. DESCRIPTION DES ESPÈCES

A. — Espèces parasites de *Epixerus ebii*

Paraheligmonina chabaudi n. sp.

Matériel-type : 3 mâles, 8 femelles MNHN 104 KG.

Localisation : segments d'intestin nos 2, 4 et 5.

Description

Nématodes de petite taille, enroulés le long de la ligne ventrale, selon deux tours de spire. Pore excréteur et deirides situés au même niveau. Ces dernières ont une forme arrondie. Glandes excrétrices bien visibles.

Synlophe : Dans les deux sexes, corps parcouru longitudinalement par 24 arêtes cuticulaires (11 ventrales, 11 dorsales et une carène haute de 15 µm) (fig. 1, B, F). Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et à environ 60 µm en arrière de la vulve chez la femelle.

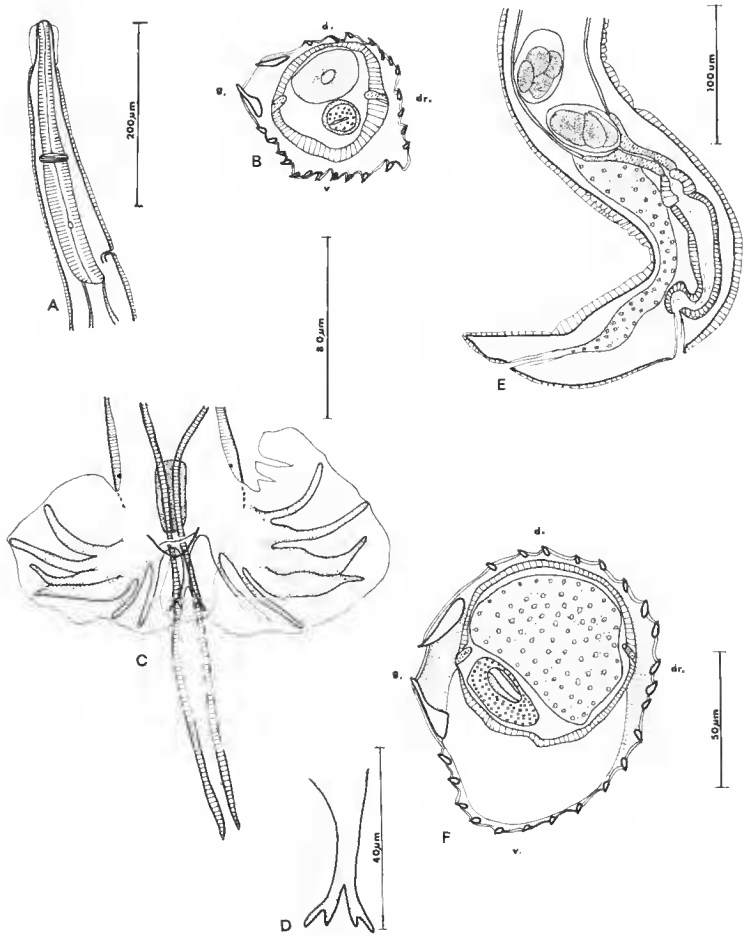

Fig. 1. — *Paraheligmonina chabaudi* n. sp. A à D, ♂ : A, extrémité antérieure, vue latérale droite ; B, coupe transversale au milieu du corps ; C, bourse caudale, vue ventrale ; D, détail de la côte dorsale, vue ventrale. — E, F, ♀ : E, extrémité postérieure, vue latérale droite ; F, coupe transversale au milieu du corps.

A, éch. : 200 µm ; B, C, éch. : 80 µm ; D, éch. : 40 µm ; E, éch. : 100 µm ; F, éch. : 50 µm.

Mâle : Chez un mâle long de 2,6 mm et large de 80 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 50 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 150 µm et 255 µm de l'apex. Œsophage long de 300 µm (fig. 1, A). Bourse caudale figurée en 1, C, avec petites papilles prébursales ; côtes 4

et 5 accolées, plus courtes que les 3 ; côte dorsale, longue de 35 µm, divisée à son tiers distal en 4 rameaux dont les 2 médians sont les plus courts (fig. 1, D). Gubernaculum haut de 50 µm sur 25 µm de large. Spicules subégaux, longs de 470 µm, à pointes mousses.

Femelle : Chez une femelle longue de 3,94 mm et large de 90 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés à 205 µm, 255 µm et 255 µm de l'apex. Œsophage long de 325 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 165 µm de la pointe caudale et à 120 µm de l'anus. *Vagina vera* = 30 µm, vestibule : 120 µm, sphincter : 30 µm, trompe : 60 µm. Utérus long de 660 µm contenant 14 œufs au stade 4 blastomères, hauts de 50 µm sur 30 µm de large. L'oviducte débute à 65 µm en arrière de l'œsophage. Queue longue de 40 µm (fig. 1, E).

Discussion

L'espèce la plus proche nous paraît être *P. albareti* (Durette-Desset, 1970*a*), parasite de *Funisciurus lemniscatus* en RCA, par l'arrangement des côtes bursales et par le synlophe. Nos spécimens se différencient par un nombre d'arêtes cuticulaires plus élevé, par des côtes 4 relativement peu épaisses et par le faible écart séparant la naissance des 6 et des 8, par le fait que la vulve et l'anus s'ouvrent à l'extérieur de la spire.

Nous pensons donc que nos spécimens sont nouveaux et nous les nommons *Paraheligmonina chabaudi* n. sp. en les dédiant au Pr Chabaud.

Paraheligmonina desseti n. sp.

Matériel-type : 14 mâles, 16 femelles MNHN 104 KG.

Localisation : segments d'intestin n°s 2, 4 et 5.

Description

Petits Nématodes présentant ou non un enroulement sénestre le long de la ligne ventrale. Pore excréteur et deirides situés presque au même niveau.

Synlophe : Dans les deux sexes, corps parcouru longitudinalement par 20 arêtes cuticulaires (10 ventrales, 8 dorsales, 1 carène haute de 15 µm chez le mâle et 20 µm chez la femelle). Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et de la vulve chez la femelle.

Mâle : Chez un mâle long de 2,3 mm et large de 75 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 50 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides respectivement situés à 150, 215 et 225 µm de l'apex. Œsophage long de 240 µm. La bourse caudale, figurée en 2, D, avec petites papilles prébursales, est haute de 100 µm sur 230 µm de large. Les côtes 4 et 5 sont accolées. Les côtes 6 et 8 sont longues et fines. La côte dorsale longue de 45 µm se divise à mi-hauteur en deux rameaux subégaux. Papilles 7 et zéro présentes. Cône génital fortement chitinisé et de forme triangulaire. Gubernaculum haut de 40 µm sur 10 µm de large. Spicules subégaux fins et longs de 360 µm.

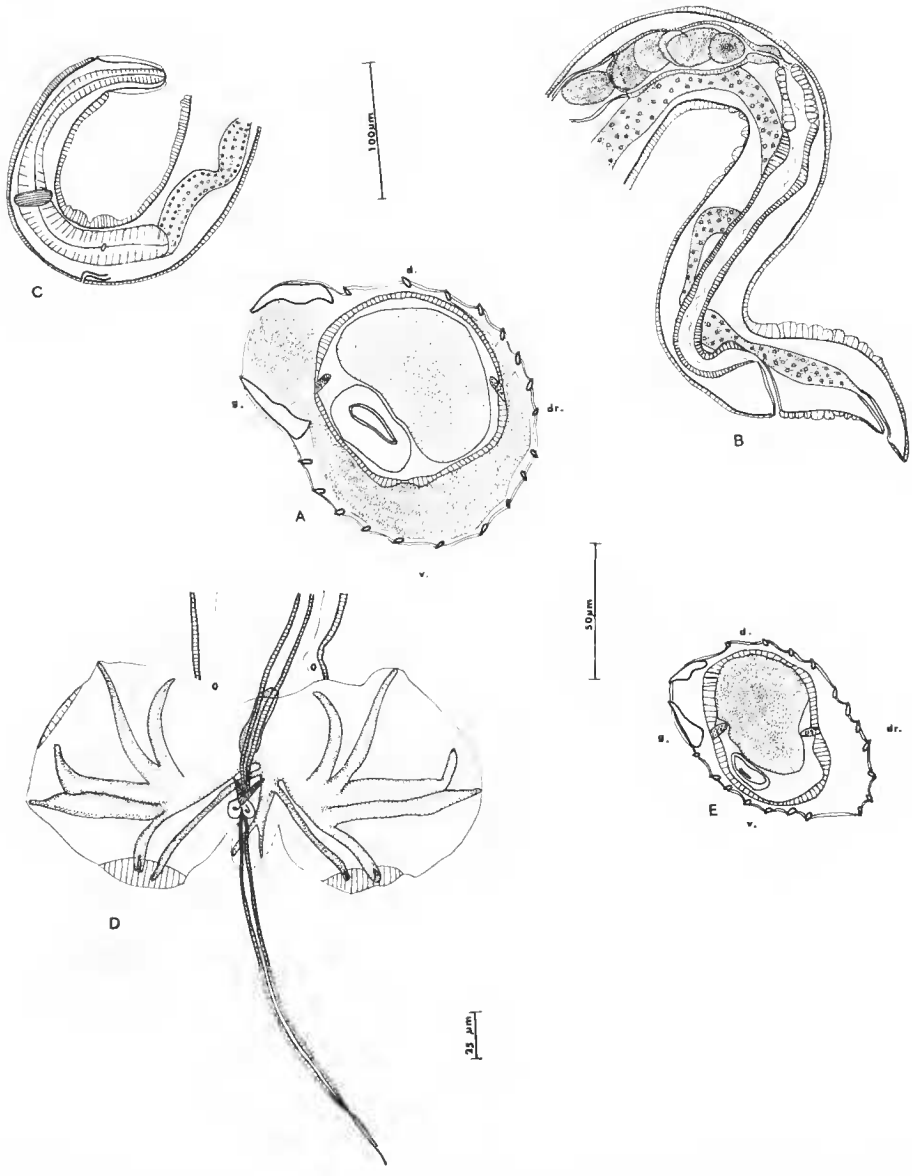

Fig. 2. — *Paraheligmonina dessati* n. sp. A et B, ♀ : A, coupe transversale au milieu du corps ; B, extrémité postérieure, vue latérale gauche. — C à E, ♂ : C, extrémité antérieure, vue latérale gauche ; D, bourse caudale, vue ventrale ; E, coupe transversale au milieu du corps.

A, E, éch. : 50 µm ; B, C, éch. : 200 µm ; D, éch. : 25 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 2,6 mm et large de 110 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 50 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 175 µm, 245 µm et 245 µm de l'apex. Œsophage long de 325 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 135 µm de la pointe caudale et à 100 µm de l'anus. La queue est arrondie à son extrémité et mesure 35 µm. *Vagina vera* : 50 µm, vestibule, sphincter et trompe mesurent respectivement 190 µm, 40 µm et 115 µm. L'utérus est long de 720 µm et contient 16 œufs au stade *morula*, hauts de 65 µm sur 30 µm de large.

Discussion

L'arrangement des côtes bursales de nos spécimens est tout à fait comparable à celui de *P. mabokensis* (Durette-Desset, 1970*a*) parasite de *Funisciurus lemniscatus* en RCA et de *P. streptocerca* (Baylis, 1928), parasite de *F. anerythrus* au Niger.

Ils se distinguent immédiatement de *streptocerca* par le synlophe (absence complète de comarète sur la face ventrale).

Le synlophe de *mabokensis* est très proche de celui de nos spécimens mais le nombre d'arêtes cuticulaires est plus faible (14 au lieu de 20) et surtout les spécimens de l'*Epixerus* sont caractérisés par un très long vestibule (190 à 260 µm). Seule *P. magna* (Baylis, 1928) possède un vestibule aussi long mais pour une taille dix fois plus élevée.

Nous pensons donc que ces spécimens sont nouveaux et nous proposons de les nommer *Paraheligmonina desseti* n. sp. en les dédiant à M. P. Desset.

Paraheligmonina hugoti n. sp.

Matériel-type : 6 mâles, 9 femelles MNHN 104 KG.

Localisation : segments d'intestin n°s 2, 4 et 5.

Description

Nématodes de petite taille enroulés ventralement sur 2 ou 3 tours de spire plus ou moins lâches. Deirides très petites et difficiles à dessiner.

Synlophe (fig. 3, A, D) : Dans les deux sexes, corps parcouru longitudinalement par 22 arêtes cuticulaires (11 ventrales, 9 dorsales et une carène haute de 15 µm). Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et de la vulve chez la femelle.

Mâle : Chez un mâle long de 2,6 mm et large de 90 µm dans sa partie moyenne (carène comprise), la vésicule céphalique est haute de 40 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 150 µm, 200 µm et 240 µm de l'apex. Bourse caudale figurée en 3, E. Côtes 2 et 3 écartées, leurs extrémités sont distantes de 55 µm ; côtes 8 longues et minces ; côte dorsale de 40 µm. Papilles prébursales visibles. Gubernaculum long de 20 µm sur 8 µm de large. Spicules fins, subégaux, mesurant 240 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 2,7 mm et large de 90 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 40 µm. Anneau nerveux, pore

exeréteur et deirides situés respectivement à 150 µm, 210 µm et 210 µm de l'apex. Œsophage long de 270 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 145 µm de la pointe caudale et à 105 µm de l'anus. Queue longue de 40 µm à extrémité pointue. *Vagina vera* : 30 µm, vestibule 105 µm ; sphincter 30 µm ; trompe 90 µm. Utérus long de 810 µm et contenant 18 œufs au stade *morula* hauts de 50 µm sur 30 µm de large (fig. 3, B). L'oviducte débute à 20 µm en arrière de l'œsophage.

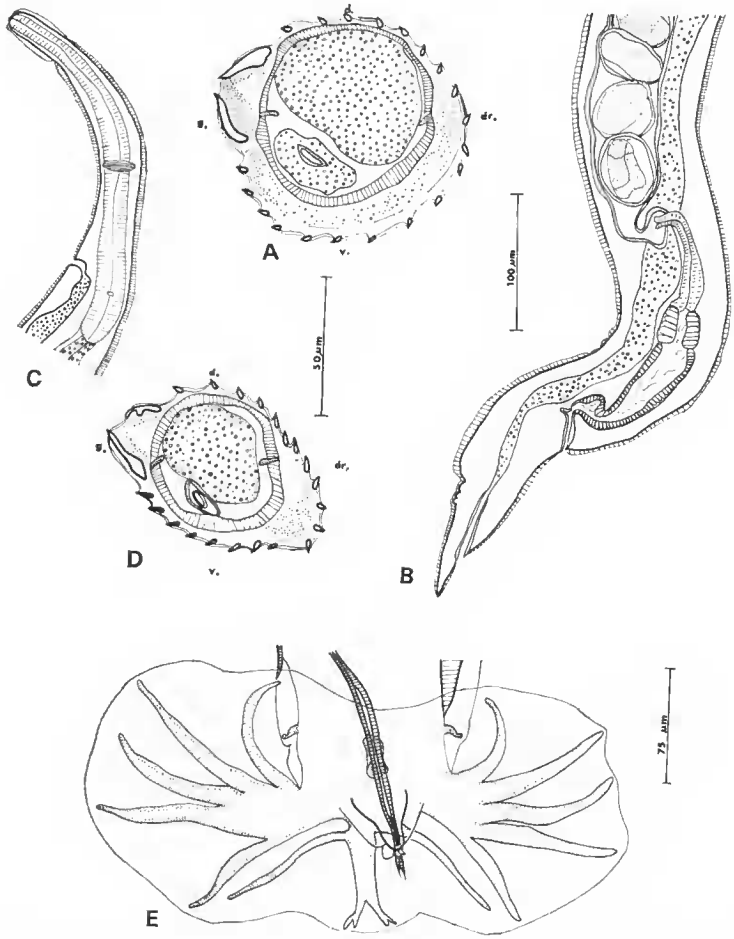

Fig. 3. — *Paraheligmonina hugoti* n. sp. A et B, ♀ : A, coupe transversale au milieu du corps ; B, extrémité postérieure, vue latérale droite. — C à E, ♂ : C, extrémité antérieure, vue latérale gauche ; D, coupe transversale au milieu du corps ; E, bourse caudale, vue ventrale.

A, E, éch. : 50 µm ; B, C, éch. : 100 µm ; D, éch. : 75 µm.

Discussion

L'arrangement des côtes dorsales et externo-dorsales est identique à celui de *P. gracile* (Leuckart, 1842) parasite de Gliridae en Europe. En revanche, l'arrangement des autres

eôtes, avec un espacement régulier des côtes 3, 4 et 5, n'évoque aucun autre *Paraheligmonina*. Les spécimens de l'*Epixerus* diffèrent également de *P. gracile* par le nombre plus élevé d'arêtes cuticulaires (22 au lieu de 16) et par le fait que les arêtes dorsales sont subégales.

Nous pensons donc que les spécimens ci-dessus sont nouveaux et nous les nommons *Paraheligmonina hugoti* n. sp. en les dédiant au Dr J. P. Hugot.

Paraheligmonina moreli n. sp.

Matériel-type : 3 mâles, 5 femelles MNHN 104 KG.

Localisation : segments de l'intestin n° 2.

Description

Nématodes à enroulement sénestre le long de la ligne ventrale. Pore excréteur et deirides situés au même niveau ; ces dernières ont une forme arrondie. Glandes excrétrices bien visibles.

Synlophe (fig. 4, A, E) : Corps parcouru longitudinalement par 19 arêtes cuticulaires chez le mâle et 18 chez la femelle (5 dorsales dans les deux sexes ; 12 ventrales chez le mâle et 11 chez la femelle ; une carène haute de 30 µm chez le mâle et de 40 µm chez la femelle). Gradient de taille de droite à gauche sur la face dorsale. Les arêtes débutent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et s'arrêtent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et à 40 µm en arrière de la vulve chez la femelle.

Mâle : Chez un mâle de 2,45 µm de long et large de 95 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 45 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 155 µm, 220 µm et 225 µm de l'apex. Œsophage long de 300 µm (fig. 4, C). Bourse caudale figurée en 4, D. Côtes 2 et 3 bien écartées ; côtes 4 et 5 accolées jusqu'à mi-hauteur ; côte dorsale haute de 50 µm se divisant au niveau du tiers distal en deux branches elles-mêmes divisées en deux petits rameaux à leur extrémité. Gubernaculum long de 20 µm sur 15 µm de large. Spicules subégaux fins, longs de 390 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 3,6 mm et large de 110 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 35 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 160 µm, 230 µm et 235 µm de l'apex. Œsophage long de 320 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 130 µm de la pointe caudale et à 95 µm de l'anus. Queue pointue longue de 35 µm. *Vagina vera* : 30 µm ; vestibule 100 µm ; sphincter 30 µm ; trompe 65 µm. Utérus long de 650 µm contenant 14 œufs au stade *morula* hauts de 60 µm sur 35 µm de large (fig. 4, B). L'oviducte débute à 150 µm en arrière de l'œsophage.

Discussion

La présence d'un gradient de taille des arêtes cuticulaires sur la face dorsale du corps rapproche nos spécimens de *P. paratrifurcata* (Durette-Desset, 1970*a*) et *P. quartanuda*

(Durette-Desset, 1970*a*) parasites de *Funisciurus lemniscatus* en RCA. La dernière espèce se différencie immédiatement de nos spécimens par l'absence d'arêtes cuticulaires sur la face ventrale droite. En revanche, *P. paratrifurcata* est proche également par la disposition des côtes bursales avec côtes ventrales relativement courtes, côtes 4 et 5 accolées et côte dorsale longue. Les deux espèces peuvent être différenciées car, chez *paratrifurcata*, les 4 et 5 sont accolées presque jusqu'à leur extrémité ; les 8 naissent sur la côte dorsale et non à sa racine ; il existe des ailes vulvaires et la vulve s'ouvre à l'extérieur de la spire.

Nous pensons donc que les spécimens ci-dessus sont nouveaux et nous proposons de les nommer *Paraheligmonina moreli* n. sp. en les dédiant au Pr P. Morel.

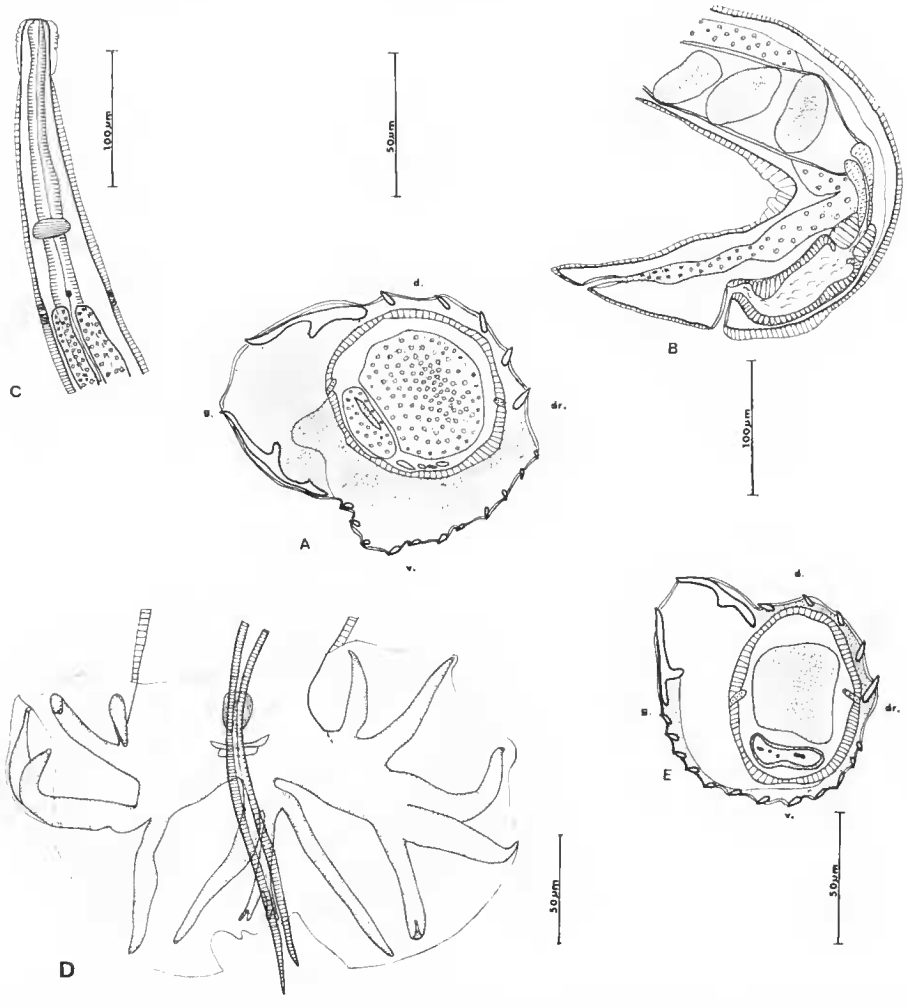

Fig. 4. — *Paraheligmonina moreli* n. sp. A et B, ♀ : A, coupe transversale au milieu du corps ; B, extrémité postérieure, vue latérale droite. — C à E, ♂ : C, extrémité antérieure, vue ventrale ; D, bourse caudale, vue ventrale ; E, coupe transversale au milieu du corps.

Paraheligmonina fontainae n. sp.

Matériel-type : 2 mâles, 1 femelle MNHN 104 KG.

Localisation : segment d'intestin n° 2.

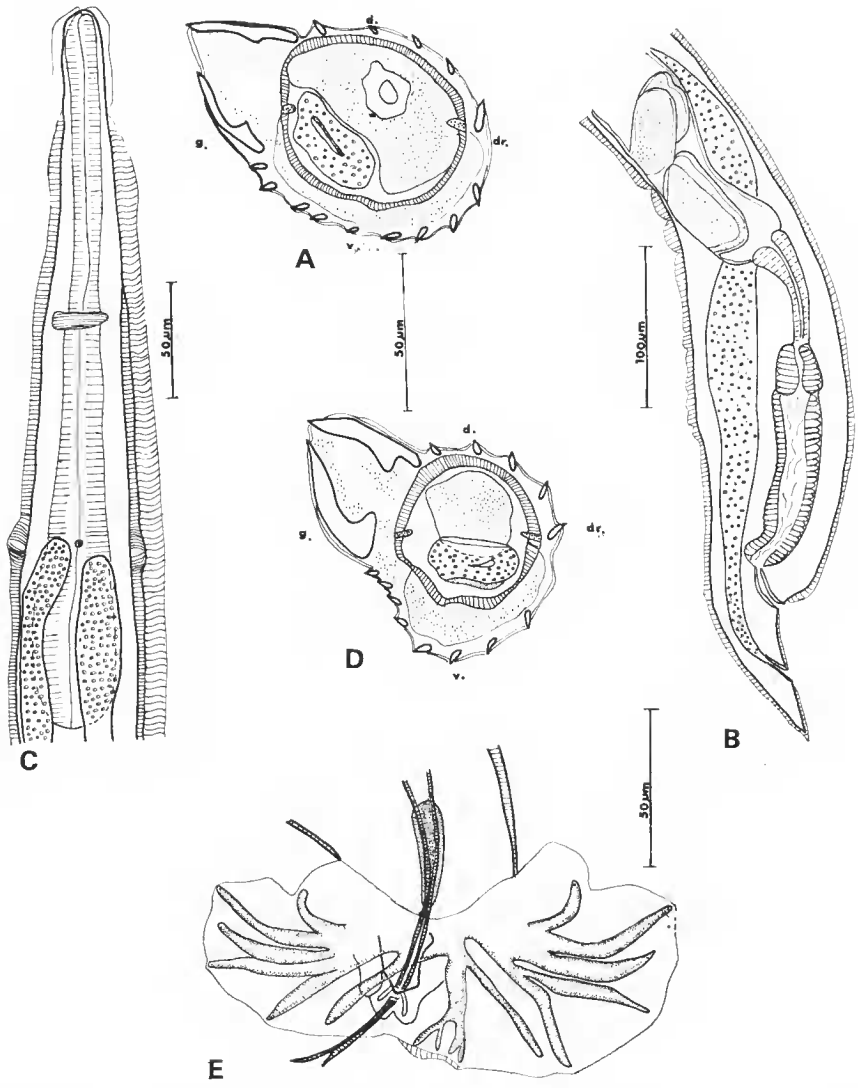

Fig. 5. — *Paraheligmonina fontainae* n. sp. A et B, ♀ : A, coupe transversale au milieu du corps ; B, extrémité postérieure, vue latérale droite. — C à E, ♂ : C, extrémité antérieure, vue ventrale ; D, coupe transversale au milieu du corps ; E, bourse caudale, vue ventrale.

Description

Nématodes de petite taille à enroulement senestre le long de la ligne ventrale. Pore excréteur et deirides situés au même niveau. Glandes excrétrices bien visibles.

Synlophe (fig. 5, A, D) : Corps parcouru longitudinalement par 15 arêtes cuticulaires chez le mâle et 16 chez la femelle (5 dorsales dans les deux sexes, 8 ventrales chez le mâle, 9 chez la femelle ; une carène haute de 35 µm). Gradient de taille de droite à gauche sur la face dorsale. Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et s'arrêtent au niveau de la vulve et de la bourse caudale.

Mâle : Chez un mâle long de 2,42 µm et large de 90 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 40 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 135 µm, 235 µm et 235 µm de l'apex. Œsophage long de 320 µm (fig. 5, C). Bourse caudale figurée en 5, E. Les extrémités des côtes 2 et 3 sont distantes de 30 µm ; côtes 3, 4 et 5 très proches les unes des autres. Côte dorsale haute de 30 µm ; elle se divise au tiers distal en 4 rameaux. Gubernaculum haut de 30 µm sur 10 µm de large. Spicules fins et longs de 280 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 2,5 mm et large de 100 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 45 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 140 µm, 240 µm et 240 µm de l'apex. Œsophage long de 340 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 90 µm de la pointe caudale et à 55 µm de l'anus. Queue pointue longue de 35 µm. *Vagina vera* : 35 µm ; vestibule : 115 µm ; trompe : 70 µm. Utérus long de 640 µm et contenant 8 œufs au stade *morula* hauts de 60 µm sur 30 µm de large (fig. 5, B).

Discussion

Comme nous l'avons vu plus haut, trois espèces de *Paraheligmonina* possèdent, comme les spécimens ci-dessus, un gradient de taille des arêtes sur la face dorsale : *P. paratrifurcata*, *P. quartanuda* parasites de *F. lemniscatus* en RCA et *P. moreli*. Nos spécimens se différencient de *P. paratrifurcata* : chez le mâle par un faible écart entre les extrémités des côtes 3 et 4, par des côtes 4 plus courtes que les 3 et la naissance des 8 à la racine de la dorsale ; chez la femelle, par l'absence d'ailes vulvaires ; de *P. moreli* par un nombre plus faible d'arêtes cuticulaires ventrales, par un écart plus faible entre les extrémités des côtes 3 et 4 et par un plus petit cône génital ; enfin de *P. quartanuda* par la présence d'arêtes cuticulaires sur la face ventrale droite.

Nous pensons donc que ces spécimens sont nouveaux et nous les nommons *Paraheligmonina fontainae* n. sp. en les dédiant au Dr M. Fontaine.

Paraheligmonina gabonensis n. sp.

Matériel-type : 79 mâles et 84 femelles MNHN 104 KG.

Localisation : segments d'intestin n° 2 à 10.

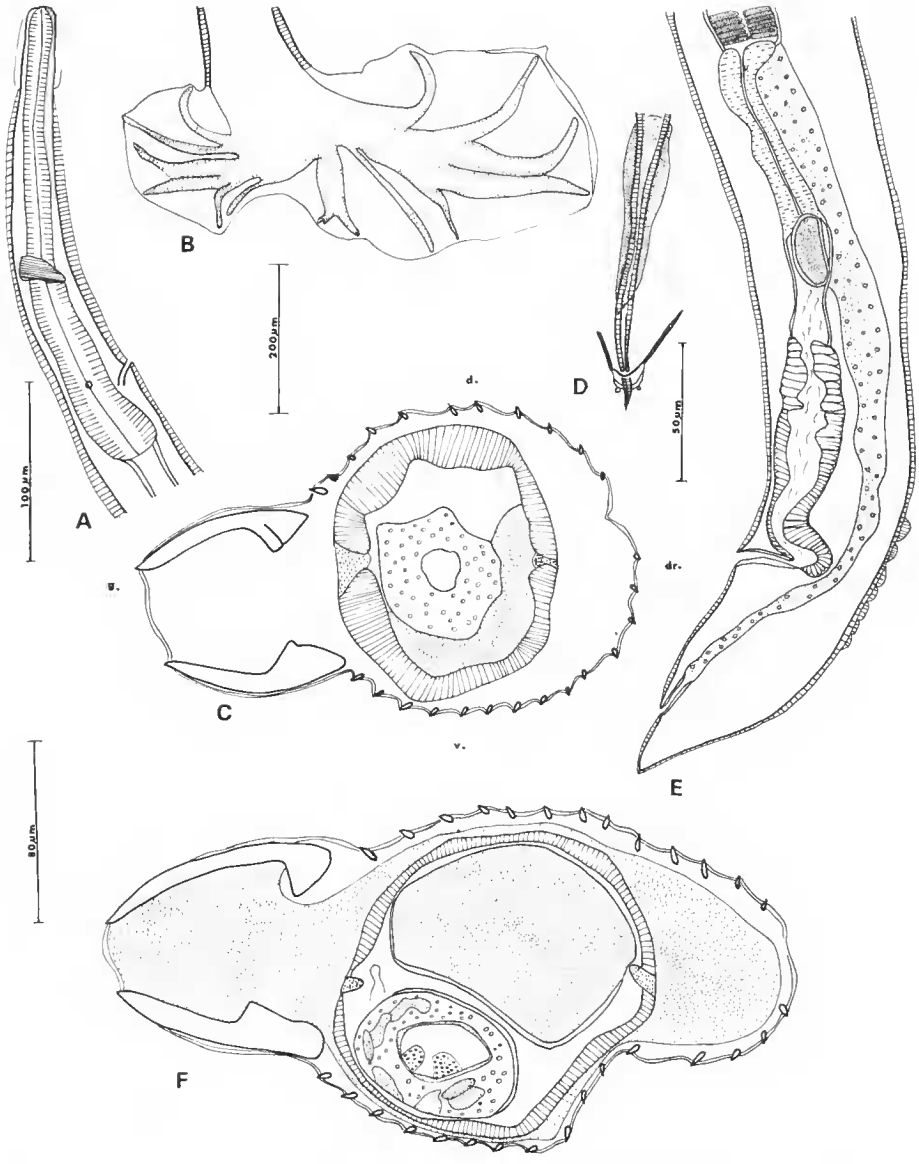

Fig. 6. — *Paraheligmonina gabonensis* n. sp. A à D, ♂ : A, extrémité antérieure, vue latérale droite ; B, bourse caudale, vue ventrale ; C, coupe transversale au milieu du corps ; D, détail de la pointe des spicules, du gubernaculum et du cône génital. — E et F, ♀ : E, extrémité postérieure, vue latérale gauche ; F, coupe transversale au milieu du corps.

A, E, éch. : 100 µm ; B, éch. : 200 µm ; C, F, éch. : 80 µm ; D, éch. : 50 µm.

Description

Nématodes brunâtres, de grande taille, souvent enroulés chez le mâle sur un tour de spire le long de la ligne ventrale. Pore excréteur et deirides situés au même niveau.

Synlophe (fig. 6, C et F) : Corps parcouru par 27 arêtes cuticulaires chez le mâle et 29 chez la femelle dont 14 (mâle) et 16 (femelle) ventrales ; 11 (mâle) et 13 (femelle) dorsales ; une carène haute de 80 µm chez le mâle et 100 µm chez la femelle. Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et à 65 µm en avant de la vulve chez la femelle. Absence de gradient de taille des arêtes.

Mâle : Chez un mâle long de 9 mm et large de 215 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 45 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 320 µm, 460 µm et 460 µm de l'apex. Œsophage long de 570 µm (fig. 6, A). Bourse caudale figurée en 6, B, asymétrique, avec un grand développement du lobe droit. Côte dorsale haute de 150 µm et large de 45 µm. Côtes 8 longues et grêles ; côtes 4 et 5 accolées. Gubernaculum long de 75 µm et large de 15 µm. Spicules fins, simples, subégaux et longs de 630 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 1 cm et large de 305 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 40 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 260 µm, 350 µm et 350 µm de l'apex. Œsophage long de 440 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 240 µm de la pointe caudale et à 180 µm de l'anus. Queue pointue longue de 60 µm. *Vagina vera* : 40 µm ; vestibule : 155 µm ; sphincter : 60 µm ; trompe : 180 µm. Utérus long de 2,96 mm contenant de nombreux œufs au stade *morula* mesurant 60 µm de long sur 30 µm de large (fig. 6, E).

Discussion

Les spécimens sont très proches de *Paraheligmonina magna* (Baylis, 1928) parasite de *Protoxerus stangeri* également originaire du Gabon : grandes mensurations, synlophe avec carène très développée, disposition semblable des côtes bursales. Les deux espèces peuvent être différenciées par un nombre plus faible de crêtes cuticulaires chez les spécimens d'*Epixerus* (27 au lieu de 42 chez la femelle), par un faible écart des extrémités des côtes 6 et 8 chez le mâle et par l'absence de l'allongement des arêtes cuticulaires gauches dans la partie postérieure du corps de la femelle.

Nous séparons les spécimens de l'*Epixerus* et nous les nommons *Paraheligmonina gabonensis* n. sp.

Paraheligmonina epixeri n. sp.

Matériel-type : 2 mâles et 4 femelles MNHN 104 KG.

Localisation : segment d'intestin n° 2.

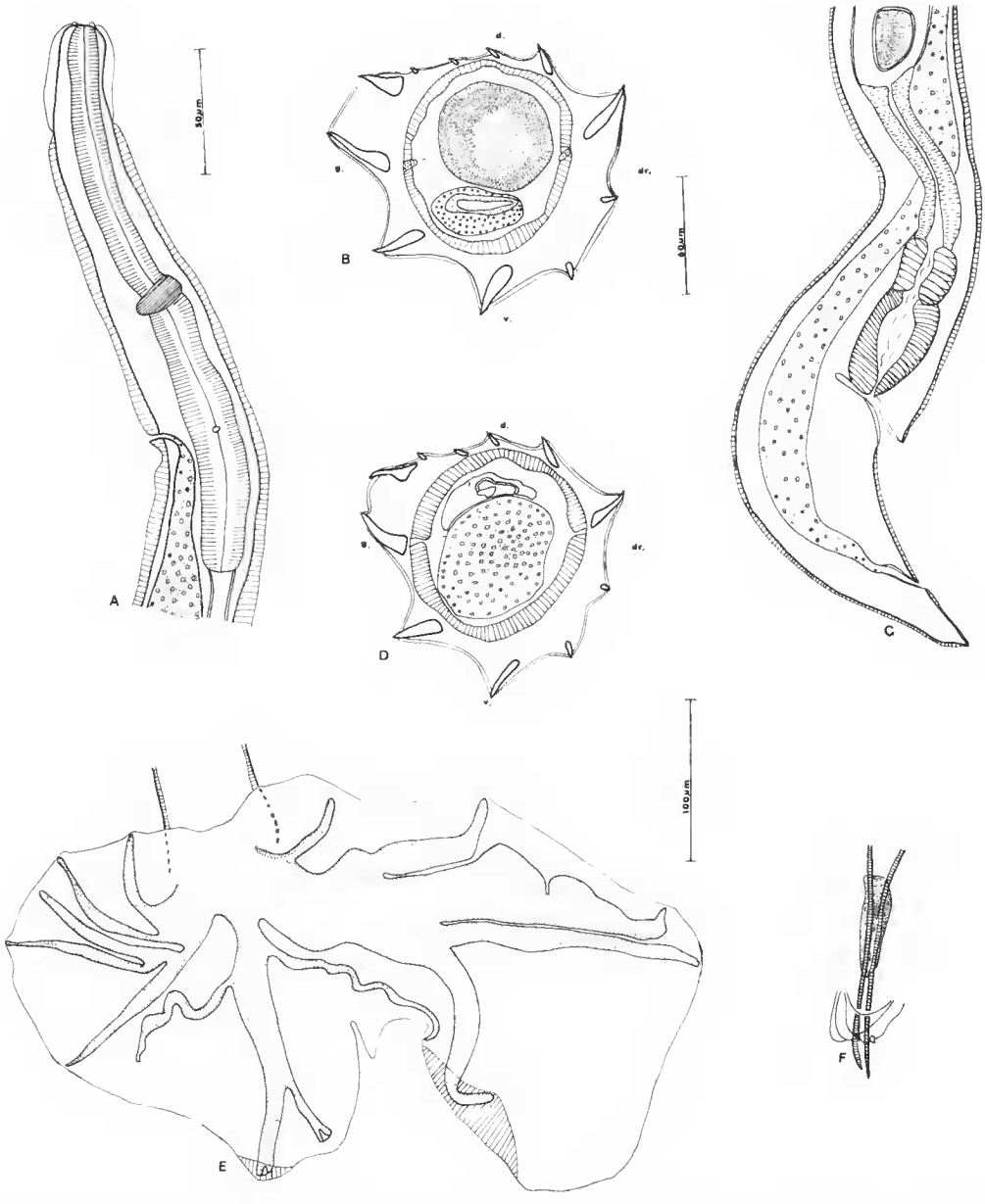

Fig. 7. — *Paraheligmonina epixeri* n. sp. A à C, ♀ : A, extrémité antérieure, vue latérale gauche ; B, coupe transversale au milieu du corps ; C, extrémité postérieure, vue latérale droite. — D à F, ♂ : D, coupe transversale au milieu du corps ; E, bourse caudale, vue ventrale ; F, détail de la pointe des spicules, du gubernaculum et du cône génital.

A, F, éch. : 50 µm ; B, C, D, éch. : 60 µm ; E, éch. : 100 µm.

Description

Nématodes bruns de grande taille, enroulés le long de la ligne ventrale. Glandes excrétrices bien visibles.

Synlophe (fig. 7, B, D) : Dans les deux sexes, corps parcouru longitudinalement par 11 arêtes cuticulaires (4 ventrales, 5 dorsales, et une carène haute de 30 µm). Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et à 130 µm en avant de la vulve chez la femelle.

Mâle : Chez un mâle long de 5,7 mm et large de 135 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 70 µm. Anneau nerveux, porte excréteur et deirides situés respectivement à 280 µm, 390 µm et 390 µm de l'apex. Œsophage long de 470 µm. Bourse caudale figurée en 7, E. Dissymétrie marquée. Côtes 8 naissant aux 4/5e de la hauteur de la côte dorsale qui mesure 150 µm. Gubernaculum haut de 50 µm sur 15 µm de large. Spicules fins, simples, subégaux et longs de 480 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 8,4 mm et large de 150 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 80 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 300 µm, 390 µm et 390 µm de l'apex. Œsophage long de 530 µm (fig. 7, A). Monodelphie. La vulve s'ouvre à 180 µm de la pointe caudale et à 150 µm de l'anus. *Vagina vera* : 55 µm ; vestibule : 75 µm ; sphincter : 40 µm ; trompe : 130 µm. Utérus long de 1,74 mm contenant 10 œufs au stade *morula* hauts de 60 µm sur 40 µm de large. L'ovaire débute juste au niveau de la fin l'œsophage (fig. 7, C).

Discussion

Les genres *Heligmonella* (Mönnig, 1927) (Heligmonellidae) et *Paraheligmonina* (Ortlepp, 1939) (Brevistriatinae) font partie d'une même série évolutive (Durette-Desset, 1971). Le premier est parasite de Lagomorphes, Phyomorphes et Hystricomorphes ; le second est parasite d'Hystricidés et Sciuridés éthiopiens, et de Gliridés éthiopiens et paléarctiques. La limite entre les deux genres est donc tout à fait arbitraire. Notre espèce se rapproche des *Heligmonella*, car l'axe d'obliquité des arêtes est encore très éloigné de l'axe frontal. En outre, le nombre des arêtes est de 10, mais les deux grandes arêtes ventrales peuvent être interprétées comme des comarêtes, ce qui fait que l'on s'approche du nombre 13 qu'avait indiqué Durette-Desset pour séparer les Heligmonellinae des Brevistriatinae.

L'ensemble des autres caractères, en particulier la carène bien développée et la disposition des côtes bursales, sont bien caractéristiques des *Paraheligmonina*. Nous préférons donc ranger nos spécimens dans ce genre. Les seules espèces qui se rapprochent de nos spécimens sont *P. quartanuda* (Durette-Desset, 1970) et *P. streptocerca* (Baylis, 1928), car elles ont toutes les deux des comarêtes ; mais la disposition de leurs côtes bursales et leur synlophe sont très différents de ceux de notre parasite. Nous pensons donc que l'espèce est nouvelle et nous la nommons *Paraheligmonina epixeri* n. sp.

B. — Espèces parasites de *Epixerus* sp.

Paraheligmonina fontainae n. sp.

Matériel : 2 mâles et 2 femelles MNHN 139 KG.
Localisation : segments d'intestin n° 1.

Description : voir plus haut.

Paraheligmonina humpheryi n. sp.

Matériel-type : 3 mâles et 8 femelles MNHN 139 KG.
Localisation : segments d'intestin n°s 1 et 4.

Description

Nématodes à enroulement senestre le long de la ligne ventrale, le plus souvent sur trois tours de spires chez la femelle et deux tours de spires chez le mâle. Deirides bien visibles et situées au même niveau que le pore excréteur.

Synlophe (fig. 8, B et D) : Corps parcouru longitudinalement par 15 arêtes cuticulaires chez le mâle et 16 chez la femelle (5 arêtes dorsales dans les deux sexes, 8 ventrales chez le mâle et 9 chez la femelle ; une carène haute de 30 µm chez le mâle et 45 µm chez la femelle). Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale chez le mâle et de la jonction utérus-trompe chez la femelle. Gradient de taille de droite à gauche sur la face dorsale.

Mâle : Chez un mâle long de 2,5 mm et large de 100 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 40 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés à 155 µm, 210 µm et 210 µm de l'apex. Œsophage long de 400 µm (fig. 8, A). Bourse caudale figurée en 8, C. Les côtes 8 sont presque perpendiculaires à la côte dorsale : celle-ci, haute de 35 µm, se divise au niveau du tiers distal en deux rameaux qui vont donner chacun trois petites branches terminales. Gubernaculum haut de 40 µm sur 10 µm de large. Spicules fins et longs de 355 µm.

Femelle : Chez une femelle longue de 3 mm et large de 115 µm (carène comprise) au milieu du corps, la vésicule céphalique est haute de 40 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 150 µm, 200 µm et 200 µm de l'apex. Œsophage long de 290 µm. Monodelphie. La vulve s'ouvre à 106 µm de la pointe caudale et à 63 µm de l'anus. Queue pointue. *Vagina vera* : 20 µm ; vestibule : 50 µm ; sphincter : 25 µm ; trompe : 115 µm. Utérus long de 540 µm contenant 9 œufs au stade *morula* hauts de 65 µm sur 25 µm de large.

Discussion

Par leur synlophe, les spécimens sont à rapprocher des espèces ayant un gradient de taille des arêtes sur la face dorsale. Parmi ces espèces, *P. fontainae* nous paraît la plus

proche avec une disposition des côtes ventrales et latérales comparables. Cependant, pour une taille équivalente, les spicules sont plus courts chez nos spécimens. De plus, les externo-dorsales forment presque un angle droit avec la dorsale à leur naissance et les côtes 4 sont aussi longues que les 2.

Nous séparons donc nos spécimens que nous nommons *Paraheligmonina humpheryi* n. sp. en les dédiant à M. I. Humphery Smith.

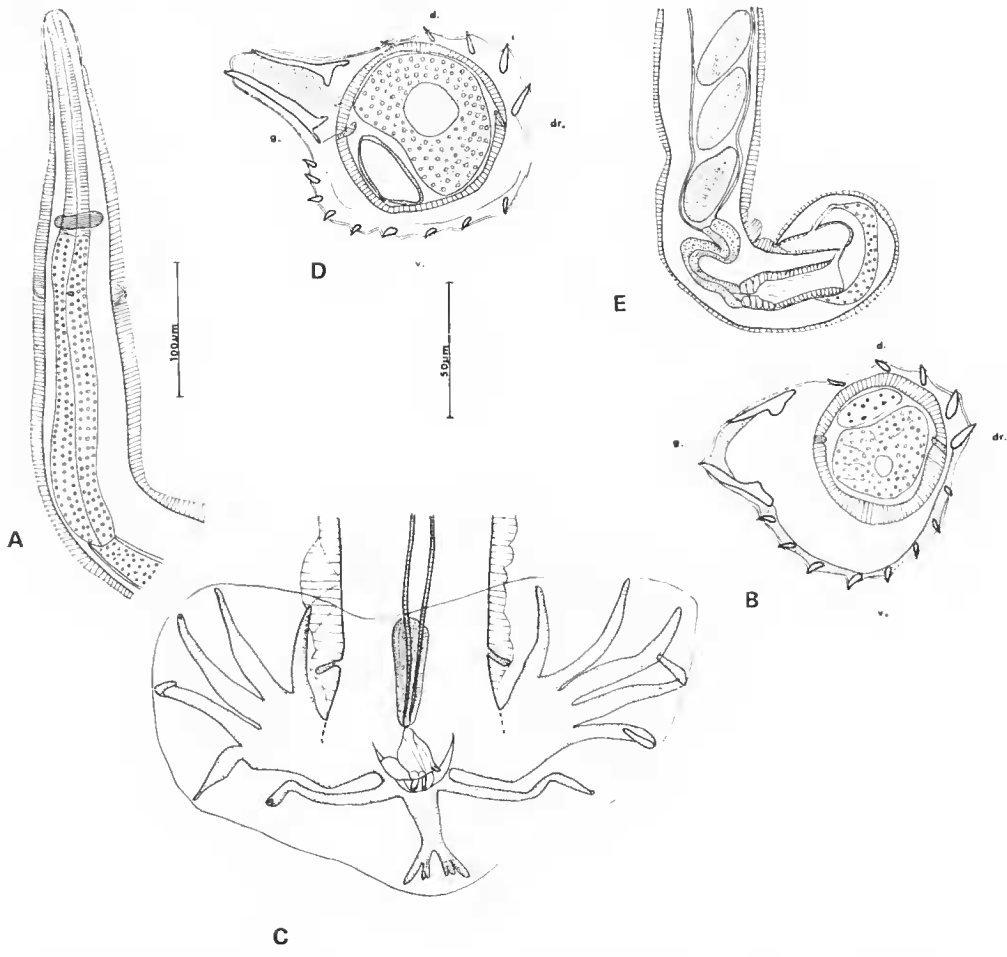

Fig. 8. — *Paraheligmonina humpheryi* n. sp. A à C, ♂ : A, extrémité antérieure, vue ventrale ; B, coupe transversale au milieu du corps ; C, bourse caudale, vue ventrale. — D et E, ♀ : D, coupe transversale au milieu du corps ; E, extrémité postérieure, vue latérale droite.
A, E, éch. : 100 µm ; B, C, D, éch. : 50 µm.

Paraheligmonina longicaudata n. sp.

Matériel-type : 12 mâles MNHN 139 KG.

Localisatoin : segments d'intestin n°s 4, 5, 6, 7, 10 et 11.

Description du mâle

Nématodes bruns, le plus souvent non enroulés. Pore excréteur et deirides situés au même niveau ; ces dernières sont petites. Glandes excrétrices difficiles à voir.

Synlophe : Corps parcouru longitudinalement par 15 ou 16 arêtes (5 ou 6 dorsales, 8 ventrales et une carène haute de 25 µm). Les arêtes naissent sur le bord postérieur de la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse caudale. Absence de gradient de taille des arêtes.

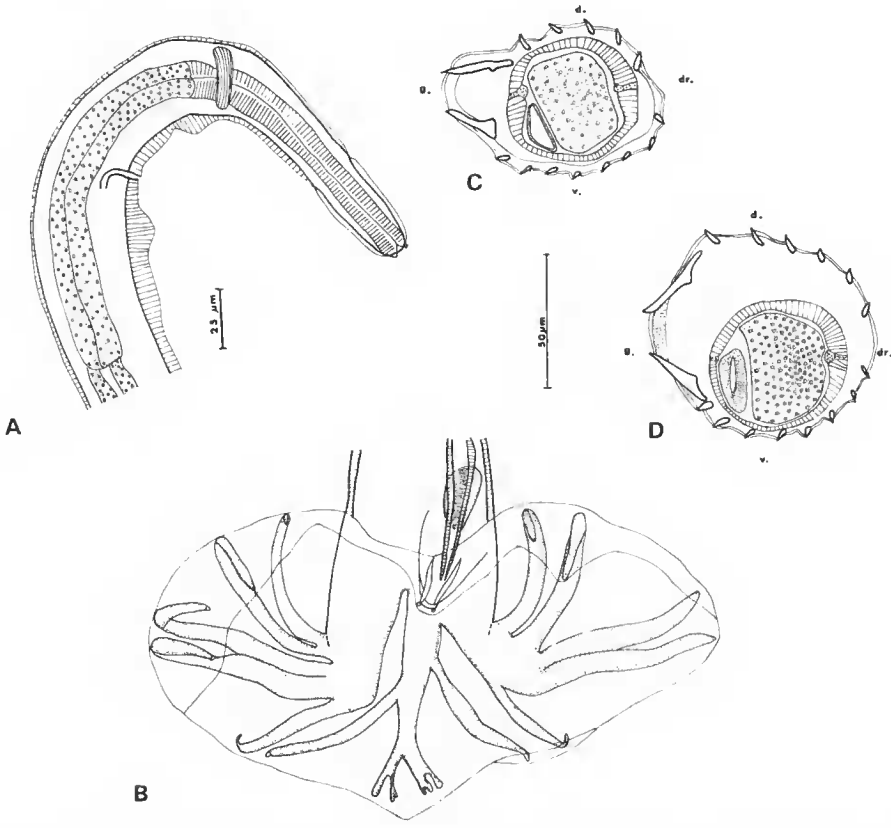

Fig. 9. — *Paraheligmonina longicaudata* n. sp., ♂ : A, extrémité antérieure, vue latérale droite ; B, bourse caudale, vue ventrale ; C, coupe transversale au milieu du corps, ♂ 1 ; D, coupe transversale au milieu du corps, ♂ 2.
A, éch. : 25 µm ; B, C, D, éch. : 50 µm.

Extrémité antérieure : Chez un mâle long de 2,57 µm et large de 135 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 50 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 170 µm, 210 µm et 210 µm de l'apex. Œsophage long de 300 µm. Bourse caudale : figurée en 9, B. Côtes 2 et 3 longues.

Côte 4 et 5 très proches et bien séparées des côtes 2 et 6. Côtes 8 naissant asymétriquement au milieu de la dorsale, longue de 75 µm et se divisant au niveau du quart postérieur en deux rameaux eux-mêmes divisés au niveau terminal. Gubernaculum haut de 25 µm sur 10 µm de large. Spicules fins et longs de 305 µm.

Discussion

L'espèce la plus proche nous paraît être *P. opi* (Durette-Desset, 1970*b*). Les formules bursales sont similaires : côtes ventrales bien développées, côte 6 courtes se détachant à la base des 5, côtes 8 naissant asymétriquement au milieu de la côte dorsale. Nos spécimens se distinguent de *P. opi* par des côtes 3 plus longues que les 2, une division plus accentuée de la côte dorsale, un nombre moins élevé d'arêtes cuticulaires.

Bien que ne connaissant pas la femelle, nous pensons que ces spécimens sont nouveaux et nous les nommons *Paraheligmonina longicaudata* n. sp.

Paraheligmonina lentaignae n. sp.

Matériel-type : 5 mâles MNHN 139 KG.

Localisation : segments d'intestin n°s 10 et 11.

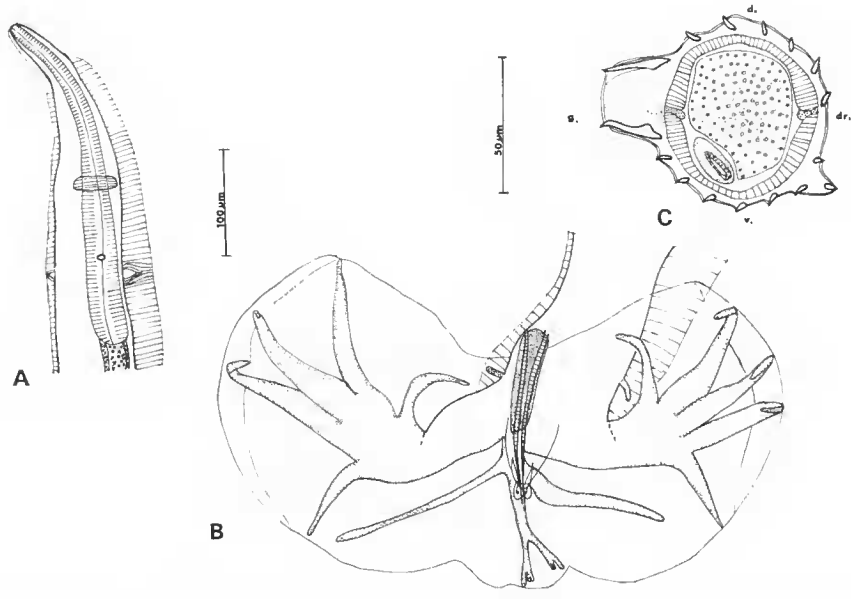

Fig. 10. — *Paraheligmonina lentaignae* n. sp., ♂ : A, extrémité antérieure, vue ventrale ; B, bourse caudale, vue ventrale ; C, coupe transversale au milieu du corps.

A, B, éch. : 100 µm ; C, éch. : 50 µm.

Description du mâle

Nématodes bruns de taille variant entre 3,5 et 3,8 mm. Les deirides sont peu visibles. Leur emplacement est souvent signalé en vue ventrale par l'écartement des arêtes cuticulaires à leur niveau. Glandes excrétrices peu visibles.

Synlophe (fig. 10, C) : Corps parcouru par 16 arêtes cuticulaires (6 arêtes dorsales, 8 arêtes ventrales et 1 carène haute de 25 µm). Les arêtes naissent juste après la vésicule céphalique et disparaissent au niveau de la bourse. Absence de gradient de taille des arêtes.

Extrémité antérieure (fig. 10, A) : Chez un mâle long de 3,72 mm et large de 85 µm (carène comprise) dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 45 µm. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 170 µm, 240 µm et 245 µm de l'apex. L'œsophage est long de 310 µm. Bourse caudale (fig. 10, B) : haute de 110 µm et large de 290 µm. La côte 2 est bien séparée de la 3 alors que les côtes 3, 4 et 5 sont très proches les unes des autres et forment une triade. Côtes 8 asymétriques. Côte dorsale longue de 50 µm se divisant à son tiers distal en deux rameaux (fig. 10, B). Les papilles prébursales 7 et zéro sont visibles. Le gubernaculum est long de 45 µm sur 10 µm de large. Spicules fins mesurant 410 µm.

Discussion

Par le synlophe et la disposition des côtes bursales, nos spécimens sont proches de *P. hugoti*. Ils se distinguent par une côte 2 droite très petite, par des côtes 2 et 6 très éloignées du trident latéral et par la dissymétrie des côtes externo-dorsales, la gauche étant beaucoup plus épaisse que la droite. De plus, le nombre d'arêtes cuticulaires est plus faible.

Bien que ne connaissant pas la femelle, nous pensons que ces spécimens sont nouveaux et nous les nommons *Paraheligmonina lentaignae* n. sp. en les dédiant à Mlle A. M. Lentaigne.

II. RÉPARTITION ET ABONDANCE RELATIVE DES PARASITES ÉTUDIÉS. COMPARAISON AVEC LA FAUNE DE *FUNISCIURUS LEMNISCATUS*

Le nombre de chacune des espèces et leur localisation dans l'intestin sont indiqués sur les figures 11, 12, 13, 14. Les figures 11 et 12, empruntées à Durette-Desset (1971), concernent *Funisciurus lemniscatus* du Congo-Brazzaville et de Centrafrique (La Maboké). La figure 13 concerne *Epixerus ebii* du Gabon (Makokou) et la figure 14, *Epixerus* sp., également du Gabon (M'Besse).

En Centrafrique, *Funisciurus lemniscatus* héberge cinq espèces : trois antérieures : *paratrifurcata* (segments 1 et 2), *quartanuda* (segment 1, 2, 7, 8), *streptocerca* (segments 3, 4, 5, 6), et deux espèces postérieures : *rara* (segments 7 à 13), *posterior* (segments 6 à 15). Cette dernière est de beaucoup la plus abondante.

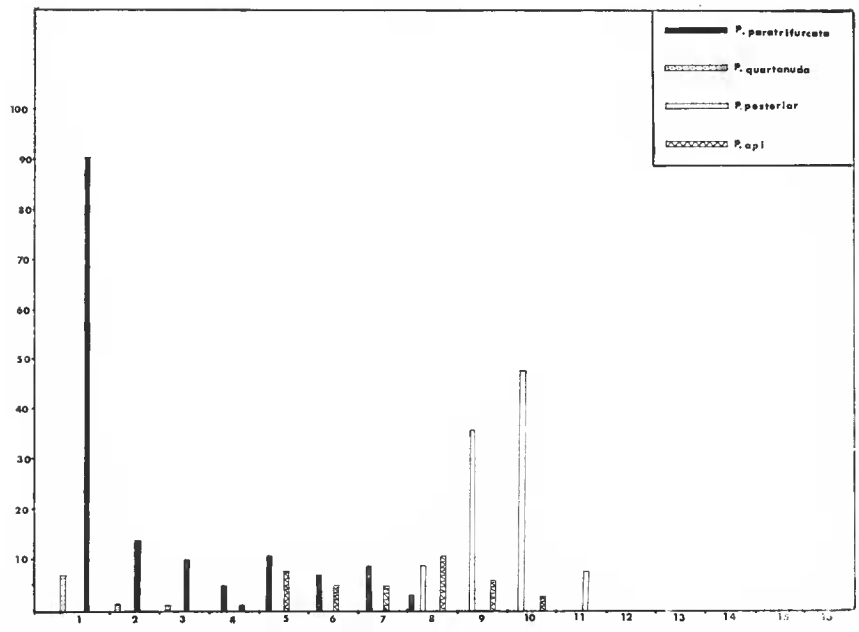

Fig. 11. — Répartition des différentes espèces de *Paraheligmonina* dans l'intestin d'un *Funisciurus lemniscatus* originaire de Brazzaville. (D'après Durette-Desset, 1971.)

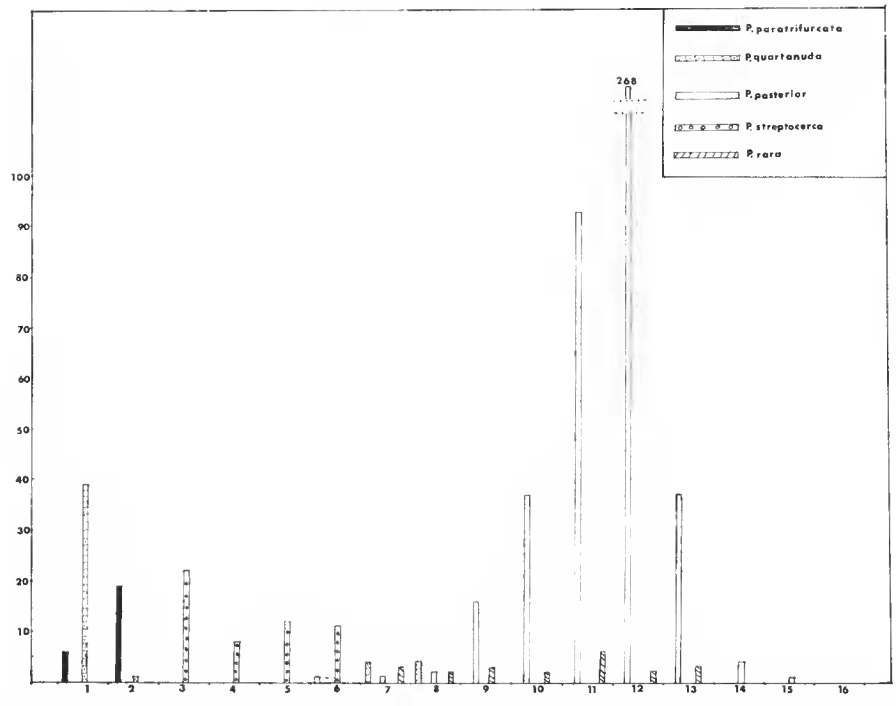

Fig. 12. — Répartition des différentes espèces de *Paraheligmonina* dans l'intestin d'un *Funisciurus lemniscatus* originaire de La Maboké. (D'après Durette-Desset, 1971.)

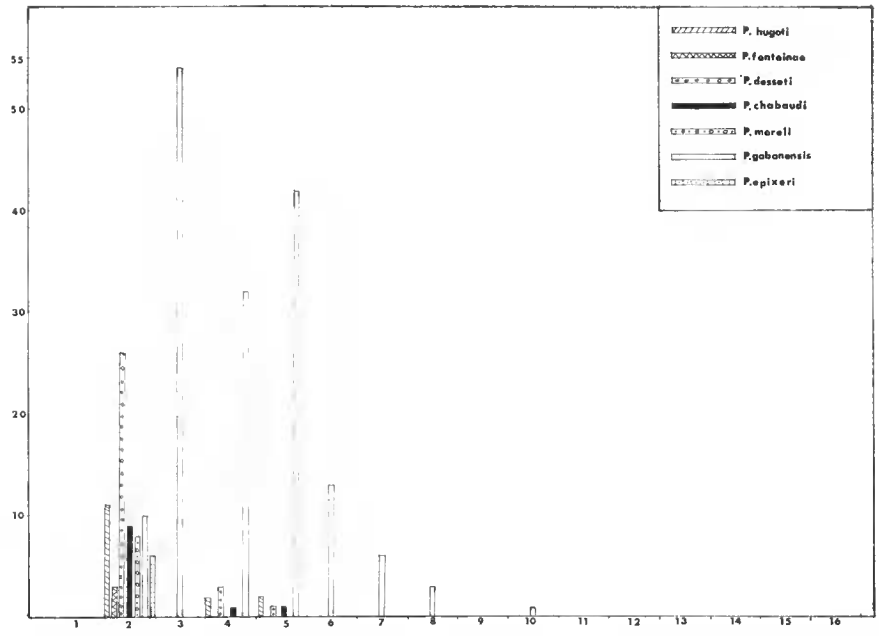

Fig. 13. — Répartition des différentes espèces de *Paraheligmonina* dans l'intestin d'un *Epixerus ebii* originaire de Makokou.

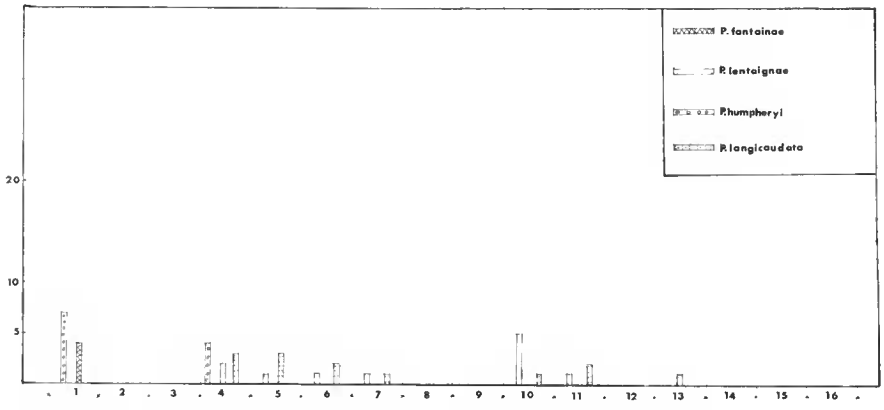

Fig. 14. — Répartition des différentes espèces de *Paraheligmonina* dans l'intestin d'un *Epixerus* sp. originaire de M'Besse.

Chez le même hôte à Brazzaville, les deux espèces morphologiquement les plus évoluées : *rara* et *streptocerca* n'existent pas ; elles sont remplacées par une espèce moyenne : *P. opi* (segments 5 à 10). Chez cet Écureuil, l'espèce antérieure, *paratrifurcata*, est plus abondante que l'espèce postérieure (*P. posterior*).

Chez *Epixerus ebii* à Makokou, nous trouvons sept espèces. Le segment 1 n'a pas été examiné (perdu au moment de la récolte). Trois espèces dans le segment 2 (*desseti*, *hugoti* et *chabaudi*) se retrouvent également dans les segments 4 et 5, et *gabonensis*, l'espèce la plus abondante, a son maximum dans les segments 3 à 5 et se retrouve jusqu'au segment 10.

Epixerus sp., animal relativement peu parasité, n'héberge que 4 espèces : deux antérieures, *P. fontainae* (segment 1), *P. humpheryi* (segments 1 et 4), et deux espèces moyennes, *P. lentaignae* (segments 4 à 13) et *P. longicaudata* (segments 4 à 11).

III. ANALYSE MORPHOLOGIQUE DES ESPÈCES

Notre analyse peut s'appuyer sur seize espèces parasites de trois espèces d'écureuils appartenant à deux tribus proches (les Funambulini et les Protoxerini) et provenant toutes les trois du bloc forestier congolais.

1. **Bourse caudale**

Lobe dorsal : Trois espèces se distinguent de l'ensemble par une dorsale longue : *longicaudata*, *posterior* et *epixeri*. Les externo-dorsales et les lobes latéraux de la bourse caudale sont asymétriques. L'espèce *gabonensis*, bien que sa dorsale soit plus courte, présente le même type d'asymétrie qu'*epixeri*, et peut donc être rattachée au même groupe. Les douze autres espèces ont une bourse caudale symétrique et une dorsale relativement courte. La plus primitive d'entre elles paraît être *P. paratrifurcata* et, si l'on range les espèces en fonction de la réduction de la bourse caudale, on peut admettre grossièrement la sériation suivante : *paratrifurcata*, *opi*, *moreli*, *quartanuda*, *rara*, *fontainae*, *humpheryi*, *hugoti*, *lentaignae*, *desseti*, *chabaudi*, *streptocerca*.

Côtes latérales : Certaines espèces sont remarquables par la disposition des côtes bursales qui est de type 2-2-1, c'est-à-dire côtes 2 et 3 groupées, séparées des 4-5 groupées, séparées elles-mêmes de la 6 isolée. Les espèces présentant ce caractère sont : *desseti*, *longicaudata*, *moreli*, *opi*, *paratrifurcata* et *posterior*.

2. **Synlophe**

Comarêtes : Trois espèces en sont pourvues : *epixeri*, *quartanuda* et *streptocerca*. Ces formations bouleversent la constitution du synlophe et ces trois espèces ne peuvent donc être comparées avec les autres.

Carène : Les espèces ayant une grande carène sont les suivantes : *fontainae*, *gabonensis*, *moreli*, *opi*, *paratrifurcata*, *posterior*. Les espèces ayant une carène moyenne sont :

humpheryi, *lentaignae*, *longicaudata*. Les espèces ayant une petite carène sont : *chabaudi*, *desseti*, *hugoti*.

Nombre des arêtes : Cinq espèces ont 13 ou 14 arêtes : *fontainae*, *humpheryi*, *lentaignae*, *longicaudata* et *posterior*. Quatre espèces ont 15 ou 16 arêtes : *moreli*, *opi*, *paratrifurcata* et *rara*. Quatre espèces ont plus de 17 arêtes : *chabaudi*, *desseti*, *gabonensis* et *hugoti*.

Gradient de taille : Quatre espèces ont un gradient de taille dorsal ; ce sont : *fontainae*, *humpheryi*, *moreli* et *paratrifurcata*.

3. Nombre d'œufs

Toutes les espèces qui se trouvent chez un hôte déterminé paraissent avoir un nombre d'œufs assez constant. Ainsi, chez *Funisciurus lemniscatus*, nous avons *posterior* (6 œufs), *opi* (7 œufs), *paratrifurcata* (8 œufs), *quartanuda* et *rara* (9 œufs). Seule l'espèce *streptocerca* qui a 15 œufs s'éloigne des autres espèces, mais il s'agit d'une espèce commune avec *Funisciurus anerythrus*. Chez cette espèce, très spécialisée, l'atrophie du lobe dorsal se traduit par un amincissement des côtes plutôt que par un raccourcissement de celles-ci, ce qui n'est pas conforme aux autres espèces étudiées ci-dessus ; nous pensons donc que l'hôte d'origine est *F. anerythrus* et non *F. lemniscatus*.

Chez *Epixerus* sp., le nombre d'œufs n'est connu ni chez *lentaignae*, ni chez *longicaudata* ; il est de 8 chez *fontainae* et de 9 chez *humpheryi*.

Chez *Epixerus ebii*, les deux espèces atypiques *epixeri* et *gabonensis* ont respectivement 10 œufs et plus de 30 œufs. En revanche, les quatre espèces caractéristiques ont 14 œufs pour *chabaudi* et *moreli*, 16 œufs pour *desseti* et 18 œufs pour *hugoti*. Ce caractère, fourni par le nombre d'œufs présents dans les branches utérines, associé aux caractères relatifs à la taille des arêtes, nous paraît donc venir à l'appui de l'hypothèse générale formulée par Durette-Desset (1971) sur la formation de faunes d'espèces parasites congénères.

Conclusion

1. Comme nous l'avions indiqué dans l'introduction, le but principal de ce travail est de tenter de savoir si la faune de chacun de ces trois écureuils s'est constituée par échange d'espèces entre eux, ou si, au contraire, selon l'hypothèse de Durette-Desset (1971), il s'agit pour chacun d'eux de spéciations successives à l'intérieur de l'hôte. Trois éléments nous paraissent apporter une réponse à ce problème :

— le nombre d'œufs : 6 à 9 chez les parasites de *Funisciurus lemniscatus*, 8 à 9 chez ceux d'*Epixerus* sp. et plus de 14 chez ceux d'*Epixerus ebii*, à l'exception de l'espèce *Paraheligmonina epixeri* (10 œufs) ;

— le nombre des arêtes : 13 ou 14 chez les parasites d'*Epixerus* sp., 14 à 16 chez ceux de *F. lemniscatus*, 16 à 29 chez ceux d'*E. ebii* ;

— la taille de la carène qui est grande chez les trois écureuils pour les espèces les plus primitives ; pour les espèces plus évoluées, elle est grande pour les parasites de *F. lemniscatus*, moyenne chez ceux d'*Epixerus* sp. et réduite chez ceux d'*E. ebii*.

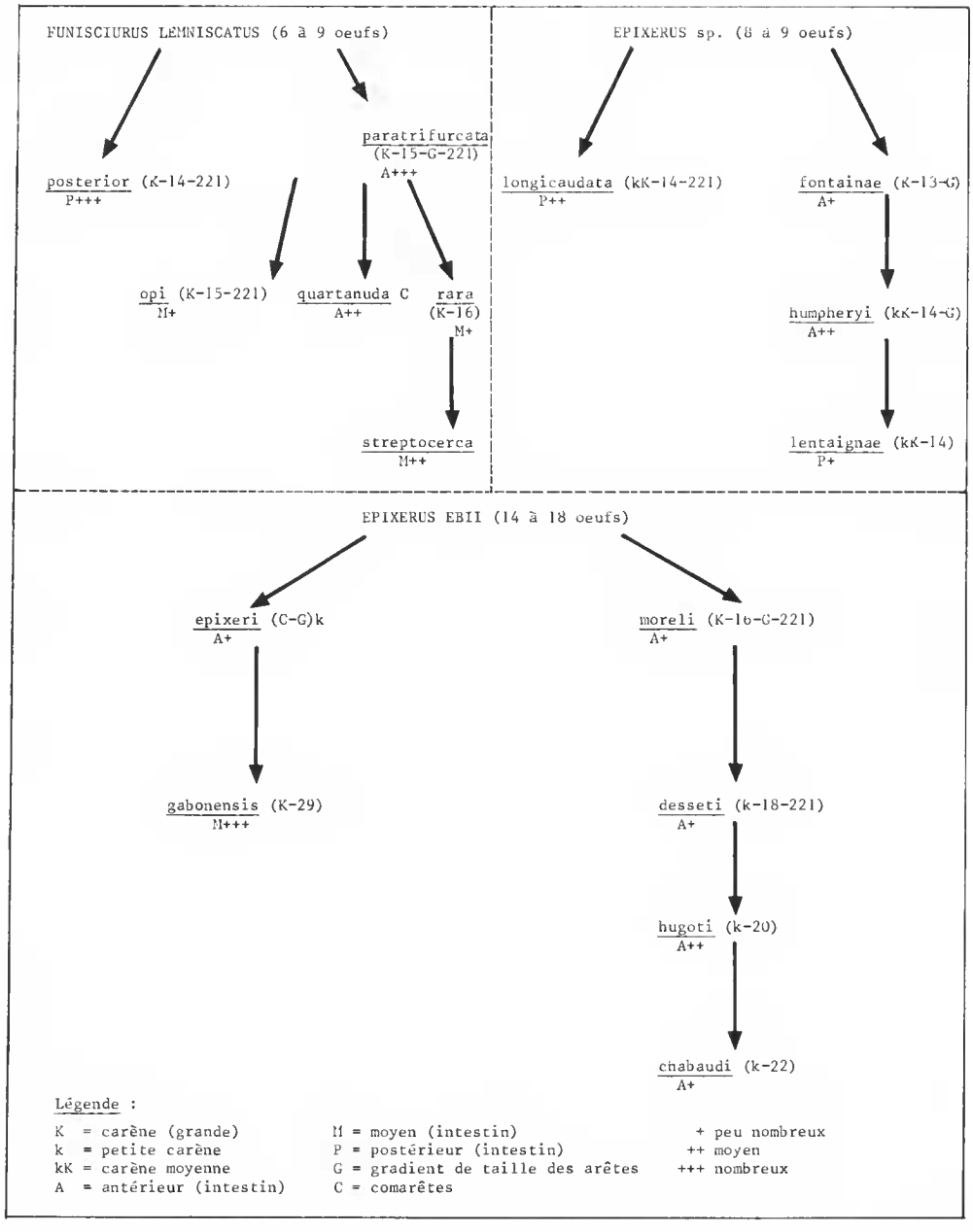

Fig. 15. — Analyse morphologique des espèces de *Paraheligmonina*. Pour chacun des trois hôtes, les espèces ont été classées selon leur niveau évolutif. Chaque Écureuil est parasité par deux lignées distinctes : l'une atypique (flèches de gauche), l'autre qui donne lieu à des spéciations successives (flèches de droite). L'évolution des caractères se révèle très constante pour chaque Écureuil, mais le niveau évolutif de chacun des trois hôtes est très différent ; *F. lemniscatus* ayant les espèces les plus primitives et *E. ebii* les plus évoluées.

Nous pouvons donc répondre ainsi de façon positive à l'hypothèse formulée : l'analyse morphologique indique que les faunes se sont constituées par voie endogène chez chacun des trois écureuils étudiés.

2. Ayant analysé les principales caractéristiques morphologiques, nous pouvons tenter de répartir les espèces dans chacun des trois hôtes en les classant selon leur niveau évolutif. Deux difficultés apparaissent d'emblée. Le groupe atypique, constitué par *epixeri*, *gabonensis*, *longicaudata*, *posterior*, est considéré comme primitif à cause du grand développement de la côte dorsale et, pour les deux premières espèces, à cause de la disposition 2-2-1 des côtes bursales ; mais ce groupe possède également des éléments très spécialisés tels que l'asymétrie de la bourse caudale et, chez *gabonensis*, le synlophe. Nous pensons donc que ces quatre espèces suivent une évolution distincte de celle des deux autres espèces et doivent être placées sur un tronc latéral. Une seconde difficulté vient de ce que *P. fontainae* a été trouvée chez les deux *Epixerus*. Ses caractéristiques (nombre d'œufs chez la femelle, nombre réduit d'arêtes du synlophe) nous conduisent à admettre qu'il s'agit en réalité d'un parasite d'*Epixerus* sp. et non d'*Epixerus ebii*.

En tenant compte de ces difficultés, on peut établir un schéma (fig. 15) donnant la liste d'espèces par hôte et leur niveau d'évolution. Ce schéma donne lieu aux constatations suivantes :

— Chaque espèce d'Écureuil ici présent a une faune constituée par quatre à six espèces.

— Chacun des Écureuils est parasité par deux lignées distinctes :

• L'une, morphologiquement atypique, a un mélange de caractères primitifs et de caractères spécialisés. Chacun des Écureuils a un ou deux représentants de cette lignée. On remarquera que, chez les trois hôtes, ces représentants constituent les espèces numériquement dominantes et conquièrent la partie postérieure ou moyenne de l'intestin grêle.

• L'autre, qui donne lieu à des spéciations successives (trois ou quatre espèces pour chaque Écureuil), a toujours son espèce la plus primitive en position antérieure.

Les espèces constituées par spéciations successives à partir de l'espèce initiale ont une localisation parfois antérieure, parfois postérieure.

— Chez chacun des Écureuils, l'évolution des caractères se révèle très constante. On observe dans chaque lignée les tendances suivantes :

• réduction progressive de la côte dorsale ;

• disposition de type 2-2-1 constante chez les formes primitives et qui disparaît chez les formes évoluées ;

• augmentation du nombre des arêtes du synlophe ; on remarquera au contraire que la formation des comarêtes constitue un phénomène imprévisible pouvant se réaliser aussi bien chez des formes primitives que chez des formes évoluées ;

• décroissance de la droite vers la gauche du gradient de taille des arêtes dorsales chez les formes primitives, et non chez les formes évoluées ;

• diminution de la taille de la carène ;

• augmentation du nombre des œufs.

— Si l'évolution générale est remarquablement constante chez tous les Écureuils, on notera cependant que le niveau évolutif des espèces de chacun des trois hôtes est nettement différent :

• *F. lemniscatus* a les espèces les plus primitives : l'espèce postérieure a une bourse caudale symétrique ; la carène est grande. Trois espèces sur cinq ont une formule bursale du type 2-2-1 ; le nombre des œufs est très réduit.

• La faune d'*Epixerus* sp. est en position moyenne, mais remarquable cependant par la réduction du nombre d'arêtes cuticulaires et de la taille de la carène.

• *Epixerus ebii* a la faune la plus évoluée : grande réduction de la dorsale, carène petite, nombre d'arêtes élevé, espèce postérieure atypique, très asymétrique et spécialisée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Chabaud, A. G., 1956. — Remarques sur les Nématodes parasites du caecum des Éléphants, milieu très préservé des phénomènes de sélection. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **243** (4) : 436-439.

— 1960. — Remarques sur la systématique des Nématodes Trichostrongyloidea. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **84** : 473-483.

— 1971. — Évolution of host-parasite adaptation in Nematodes of Vertebrates. *Int. J. Parasitol.*, **1** : 217-221.

Chabaud, A. G., et M.-C. Durette-Desset, 1978. — Parasitisme par coexistence d'espèces congénères. *Bull. Soc. Écol.*, **103** (4) : 459-464.

Diaw, O. T., 1976. — Contribution à l'étude de Nématodes Trichostrongyloidea parasites de Xenarthres, Marsupiaux et Rongeurs néotropicaux. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., Zool. 282, nº 405 : 1065-1089.

Durette-Desset, M.-C., 1970 *a*. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Heligmosomes. IV Description de six espèces nouvelles, parasites de Sciuridés africains ; redescription d'*Heligmonina magna* Baylis, 1928 et d'*Heligmonella streptocerca* Baylis, 1928. *Cah. La Maboké*, **8** (1) : 41-62.

— 1970 *b*. — Description de deux nouvelles espèces de Nématodes Héligmosomes parasites de Rongeurs Africains, et de la femelle de *Longistriata rara* Durette-Desset, 1970. *Cah. La Maboké*, **8** (2) : 139-146.

— 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, nouv. sér., A, Zool., **49** : 126 p.

— 1976. — Brevistriatinae (Nematoda : Heligmosomidae). IV. Conclusions phylétiques et systématiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 388, Zool. 270 : 721-727.

Inglis, W. G., 1971. — Speciation in parasitic Nematodes. *Adv. Parasitol.*, **9** : 185-223.

Ortlepp, R. J., 1939. — South African helminths. Part VI. Some helminths chiefly from rodents. *Onderstepoort J. Vet. Sc. Anim. Ind.*, **12** : 75-101.

Petter, A. J., 1966. — Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du colon des Tortues terrestres. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, nouv. sér., A, Zool., **34** (1) : 252 p.

Quentin, J.-C., 1971. — Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidea. *Cah. ORSTOM*, sér. Ent. méd. Parasitol., **9** (2) : 103-176.